

## Межпопуляционная изменчивость щуки *Esox lucius* (L.) в водоемах Среднего и Южного Урала

С. П. СИЛИВРОВ, А. В. ГИЛЕВ\*

Уральский филиал ФГУП “Госрыбцентр”  
620086, Екатеринбург, ул. Ясная, 1, корп. 6  
E-mail: [sps.es@mail.ru](mailto:sps.es@mail.ru)

\*Институт экологии растений и животных УрО РАН  
620144, Екатеринбург, ул. 8-го Марта, 202  
E-mail: [gilev@i.rae.uran.ru](mailto:gilev@i.rae.uran.ru)

### АННОТАЦИЯ

Приведены данные исследований по межпопуляционной изменчивости и дифференциации популяций щуки в разнотипных водоемах Среднего и Южного Урала. Показано, что как по всему комплексу признаков, так и отдельно по совокупности пластических и счетных признаков обследованные популяции щуки достоверно различаются между собой. Общий уровень межпопуляционных различий определялся, главным образом, изменчивостью пластических признаков. В дискриминации популяций по всему комплексу признаков биотопическая составляющая имеет больший вес, чем принадлежность водоема к определенному бассейну или его географическое положение.

Из литературных источников, посвященных вопросам фенотипической изменчивости рыб, известно, что особенности их морфологического строения могут быть обусловлены географическим положением водоема – его принадлежностью к определенному бассейну или широте [1–7]. Морфологические отличия между популяциями рыб в пределах видового ареала могут определяться своеобразием условий обитания в разнотипных водоемах. Многие исследователи отмечают, что локальные условия среды обитания, являясь источником неширотной изменчивости, вносят вклад в формирование морфологического облика популяций, вполне сравнимый по значению с различиями географически удаленных популяций [8–11]. При этом не всегда очевидно, какие конкретно факторы или совокупности факторов являются определяющими в

формировании морфотипа данного вида рыб в водоеме.

Щука в водоемах Урала и Западной Сибири распространена очень широко. Наличие на сравнительно узкой в долготном направлении полосе перехода от осевой части хребта и предгорий восточного склона Урала к Зауралья и примыкающим частям Западно-Сибирской равнины множества водоемов, различающихся по размерам, гидрологии, батиметрии, химическому составу воды, газовому режиму и другим показателям, предопределило большое разнообразие условий ее обитания. Между тем сведения по морфологической изменчивости этого вида рыб в водоемах региона отсутствуют. В задачи настоящего исследования входило изучение межпопуляционной изменчивости и фенотипической дифференциации популяций щуки по комплексу пластических и меристических

признаков в разнотипных водоемах Среднего и Южного Урала.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследований послужили смешанные по полу выборки щуки численностью от 31 до 64 экз., полученные в 1985–1992 гг. на семи разнотипных водоемах Среднего и Южного Урала. Все промеры выполнены исключительно на свежем материале одним оператором. Первичная обработка полученных данных проведена по стандартной схеме, предложенной И. Ф. Правдиным для семейства щуковых (*Esocidae*) [12]. Морфометрический анализ проведен по 30 пластическим признакам, индексы которых рассчитывали в процентах стандартной длины тела или длины головы и по 15 меристическим признакам.

Поскольку у щуки наблюдается проявление размерно-возрастной изменчивости и полового диморфизма по морфологическим признакам [1, 13–18], при проведении анализа были использованы выборки с узким размерным рядом (380–500 мм) и однородные по половому составу; соотношение особей разного пола было равным или близко к 1 : 1. Общий объем обработанного первичного материала составил 344 экз.

При статистической обработке полученных данных применяли методы дискриминантного анализа. Дискриминантный анализ используется для выявления различий между двумя или более выборками по набору переменных. В общем виде дискриминантный анализ позволяет выяснить, различаются ли достоверно выборки между собой, насколько хорошо данный набор переменных описывает различия между группами, и выделить наиболее информативные признаки и их сочетания [19]. Достоверность обнаруженных различий оценивали при помощи критерия  $\lambda$  Вилкса. Для оценки вклада отдельных признаков в дискриминантные функции использовали коэффициенты корреляции этих признаков со значениями соответствующих функций. Для оценки степени различий между группами по всему комплексу признаков рассчитывали квадраты расстояния Махаланобиса [20].

Все расчеты выполнены с использованием программ Microsoft Excel 2002 и Statistica 6.0 (StatSoft Inc., 1984–2001).

#### КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВОДОЕМОВ

Водоемы, на которых проводили исследования, относятся к трем бассейнам: Обь-Иртышскому (р. Тавда, оз. Эскалбы, в-ще Рефтинское, оз. Б. Сунукуль), Волжско-Камскому (р. Уфа, в-ще Волчихинское) и к бассейну р. Урал (в-ще Ириклинское). В меридиональном направлении они расположены вдоль Уральского хребта между  $52^\circ$  с. ш. и  $60^\circ$  с. ш.; географическая удаленность между самой южной и самой северной популяциями составляет около 900 км.

Река Тавда – приток первого порядка р. Тобол – наиболее крупная речная артерия Среднего Урала, характеризуется большим количеством пойменных водоемов [21]. Саму Тавду ввиду ее ежегодной заморности в подледный период щука, как и другие виды рыб, использует в качестве магистрали для миграций. Пойменная система Тавды и притоков используется ею в период открытой воды для размножения и нагула. Из речных систем региона щука наиболее многочисленна в бассейне р. Тавды.

Озеро Эскалбы относится к группе Средне-Тавдинских озер, расположенных на Тавдинской равнине среди болотных массивов [22]. Это периодически заморный источник водоем. Площадь озера 2545 га, средняя глубина – 2,5 м. Характерно равномерное распределение зарослей высшей водной растительности по всей акватории водоема. Щука, как и другие оксифильные виды рыб, в годы с неблагоприятным газовым режимом в подледный период погибает, а после замора заходит из системы р. Иртыш по истоку – р. Носке. Условия ее воспроизводства в озере нестабильные.

Рефтинское водохранилище создано на р. Большой Рефт (левобережный приток р. Исеть второго порядка), является водоемом-охладителем Рефтинской ГРЭС. Бассейн реки расположен в зоне перехода гористой части Среднего Урала к холмистому Зауралья. Площадь водного зеркала при НПУ 2530 га, средняя глубина – 5,4 м, максималь-

ная – 22 м. Вследствие поступления подогретых сбросных вод ГРЭС в водохранилище существуют две зоны, резко различающиеся по температурному режиму. Площадь активного охлаждения составляет ~85 % общей площади водоема [17]. Согласно проведенным наблюдениям, разница между средними показателями температуры воды в зоне, подверженной влиянию сбросных вод ГРЭС, и в зоне с естественным температурным режимом составляла в период нереста щуки (третья декада апреля) около 9,5 °С, в течение вегетационного периода (май–сентябрь) – 2,4–5,4 °С.

Волчихинское водохранилище – водоем с естественным температурным режимом, создан в верхнем течении р. Чусовой [23]. Водохранилище расположено практически на водоразделе, поскольку в этой части Среднего Урала вследствие сильной разрушенности гор выделение осевой зоны хребта затруднено, и его перерезает бассейн р. Чусовой, берущей начало на восточном склоне. Площадь водоема 3700 га. При средней глубине 2,8 м и максимальной 12,5 м на средних и верхних участках водохранилища складываются благоприятные условия для нагула и воспроизводства щуки.

Река Уфа является самым крупным притоком р. Белой, берет начало из небольшого озера Уфимского на водоразделе Уральского хребта [21]. Река имеет очень извилистое течение и образует местами почти сходящиеся петли. Большая часть бассейна реки расположена на Уфимском плоскогорье. В верховьях бассейн имеет горный и полугорный характер; этот участок отличается большим количеством перекатов с глубинами в межень до 0,5 м и островов, и местообитание щуки приурочено здесь в основном к заливам и пойменным водоемам.

Озеро Большой Сунукуль относится к Ильменской группе озер, расположенных в предгорьях восточного склона Урала, вдоль Ильменского хребта, в верхнем течении р. Миасс. Общая площадь озера 739 га [24]. Щуку для проведения анализа отлавливали в Большом плесе, имеющем выраженный горный характер, максимальную глубину 7 м и слабо развитую литоральную зону.

Ириклинское водохранилище, образованное в верхнем течении р. Урал, расположено на северо-востоке Оренбургской области. Водохранилище является самым большим (26,0 тыс. га) и глубоководным (до 36 м) водоемом на восточном склоне Уральского хребта. В целом, по своей морфологии, рельефу дна, характеру береговой линии Ириклинское водохранилище можно отнести к типичным предгорным водоемам со слабо выраженной литоральной зоной [25], вследствие чего благоприятные для щуки места обитания крайне ограничены. Щуку для анализа отлавливали в верхнем Уртазымском плесе водохранилища, примыкающем к зоне выклинивания подпора.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В настоящей работе рассматривается общий уровень межпопуляционных различий, выявленных в результате проведения дискриминантного анализа по всему комплексу признаков и отдельно по счетным признакам. Результаты анализа показаны на рис. 1–9.

На первом этапе анализа по совокупности всех признаков отчетливо выделяются популяции Рефтинского водохранилища и оз. Б. Сунукуль (см. рис. 1, А). Различия между выборками статистически значимы ( $p < 0,001$ ), правильно удается классифицировать 93–100 % особей этих популяций. При этом различия между щукой Рефтинского водохранилища и остальными выборками в наибольшей степени выражены по первой канонической дискриминантной функции, а между щукой оз. Б. Сунукуль и остальными выборками – по второй канонической дискриминантной функции. С первой дискриминантной функцией в наибольшей степени скоррелированы признаки: антедорсальное ( $r = 0,46$ ), антеанальное ( $r = 0,42$ ), антевентральное ( $r = 0,38$ ) расстояния и длина туловища ( $r = 0,35$ ); со второй дискриминантной функцией – длина туловища ( $r = 0,33$ ), пектровентральное расстояние ( $r = 0,28$ ), обхват тела ( $r = 0,27$ ), длина рыла ( $r = -0,25$ ), диаметр глаза ( $r = -0,28$ ), заглазничный отдел головы ( $r = 0,29$ ). Особи щуки в выборке с Рефтинского водохранилища отличаются максимальными значениями длины туловища (см. рис. 2, А) и некото-

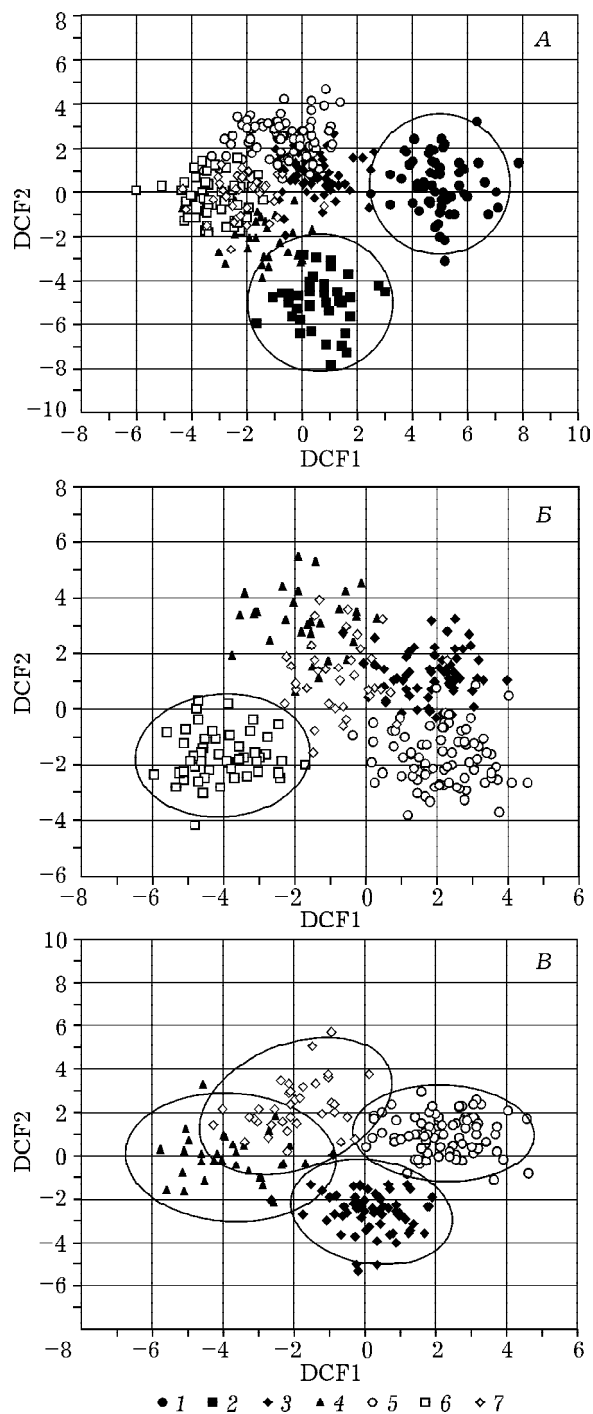


Рис. 1. Результаты дискриминантного анализа популяций щуки по всем признакам: А – все выборки; Б – исключены выборки Рефтинского водохранилища и оз. Б. Сунукуль; В – исключена выборка р. Тавды.

1 – в-ще Рефтинское, 2 – оз. Б. Сунукуль, 3 – в-ще Волчихинское, 4 – р. Уфа, 5 – оз. Эскалбы, 6 – р. Тавда, 7 – в-ще Ириклинское

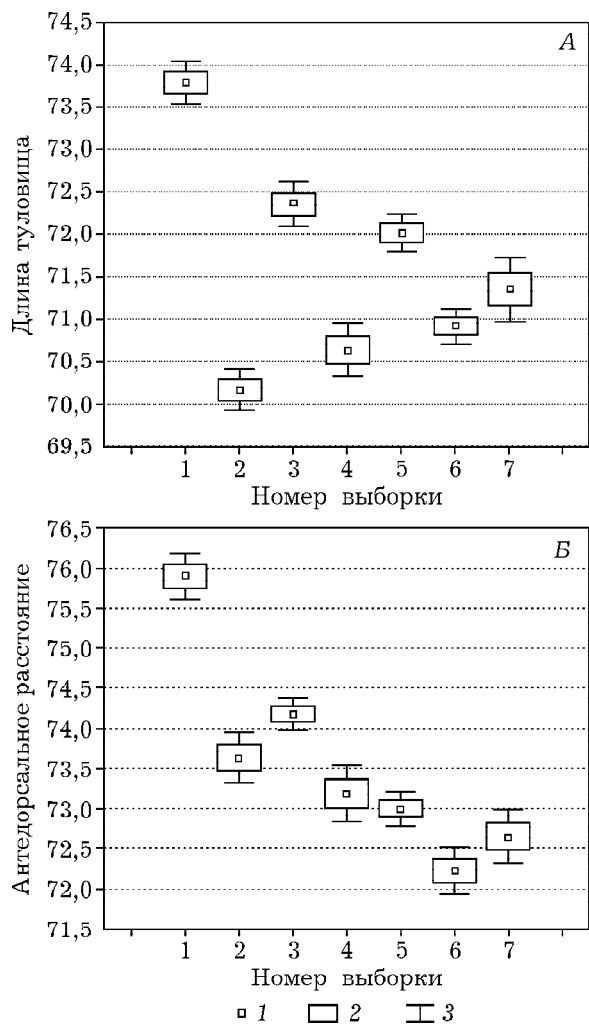


Рис. 2. Средние значения длины туловища (А) и антердорсального расстояния (Б) в выборках щуки. 1 – среднее значение, 2 – ошибка среднего, 3 – доверительный интервал.

Номера выборок – как на рис. 1

рых признаков, характеризующих пропорции тела (см. рис. 2, Б). Щука оз. Б. Сунукуль характеризуется наименьшей длиной туловища и особенностями пропорций головы: наибольшей длиной рыла (см. рис. 3, А) и наименьшей длиной заглазничного отдела (см. рис. 3, Б).

После исключения из анализа двух выборок наибольшие отличия демонстрирует щука р. Тавды (см. рис. 1, В). Различия также статистически значимы ( $p < 0,001$ ), правильно удастся классифицировать 94–100 % особей. С первой дискриминантной функцией коррелируют признаки: длина туловища ( $r = 0,24$ ),

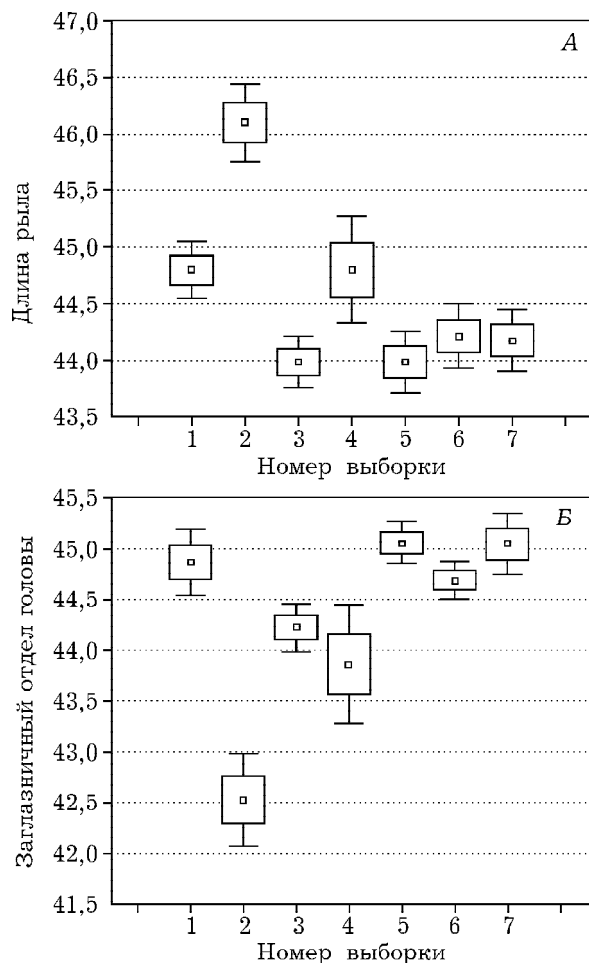


Рис. 3. Средние значения длины рыла (А) и заглазничного отдела головы (Б) в выборках щуки.

Обозначения – как на рис. 2

длина верхнечелюстной кости ( $r = -0,26$ ), длина нижней челюсти ( $r = -0,27$ ), число чешуй в боковой линии ( $r = -0,25$ ); со второй дискриминантной функцией – высота головы у затылка ( $r = 0,28$ ), пектروцентрального расстояния ( $r = -0,25$ ), диаметр глаза ( $r = 0,33$ ), число чешуй в боковой линии ( $r = -0,36$ ), над боковой линией ( $r = -0,28$ ), под боковой линией ( $r = -0,33$ ). Щука р. Тавды отличается наибольшими размерами челюстей, числом чешуй в боковой линии и наименьшей высотой головы (см. рис. 4, А–В).

Оставшиеся четыре популяции также характеризуются четкой фенотипической дифференциацией в пространстве двух первых дискриминантных осей (см. рис. 1, В). Правильно удается классифицировать 94–100 % особей, различия статистически значимы

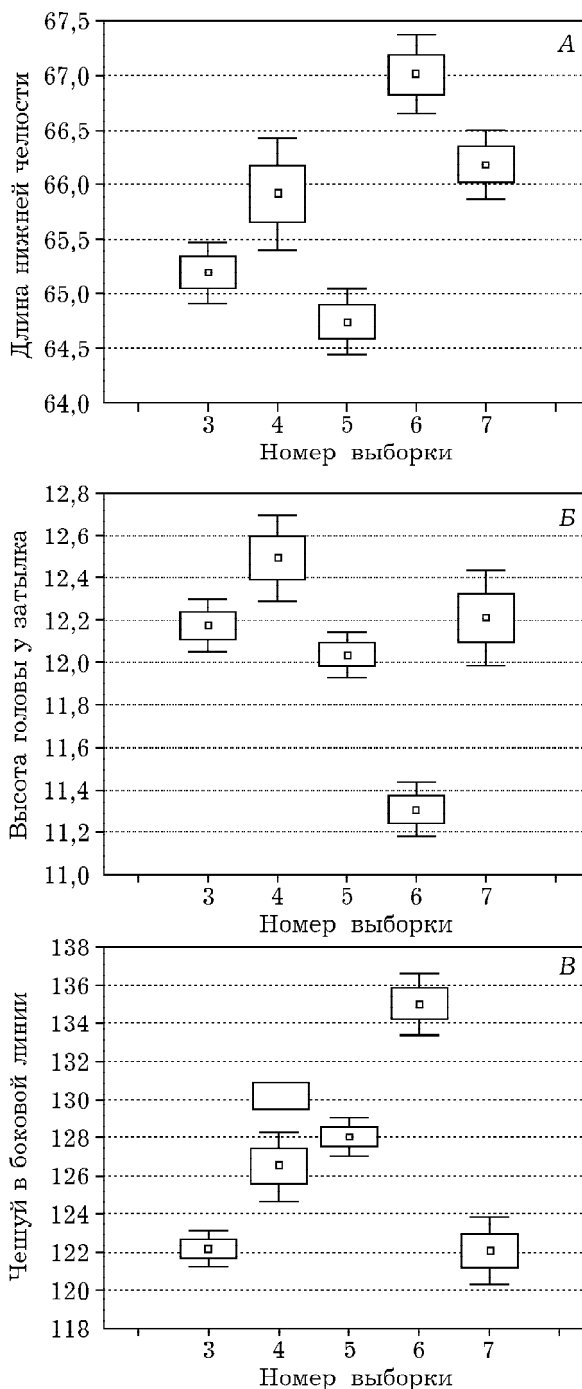


Рис. 4. Средние значения длины нижней челюсти (А), высоты головы у затылка (Б) и числа чешуй в боковой линии (В) в пяти выборках щуки.

Обозначения – как на рис. 2

( $p < 0,001$ ). С первой дискриминантной функцией в наибольшей степени коррелируют признаки: высота спинного ( $r = 0,26$ ) и анального ( $r = 0,28$ ) плавников, пектروцентрального

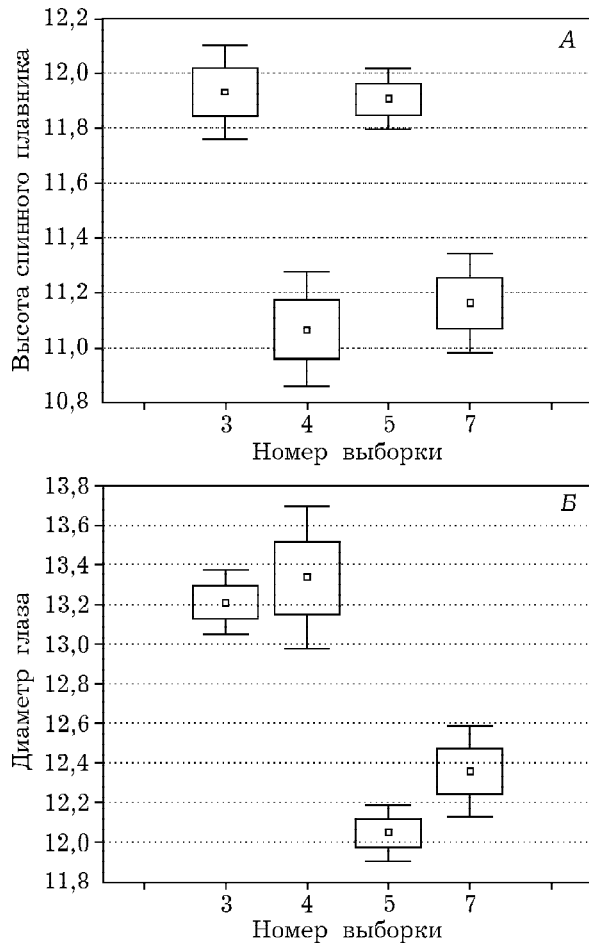


Рис. 5. Средние значения высоты спинного плавника (А) и диаметра глаза (Б) в четырех выборках щуки.

Обозначения – как на рис. 2

расстояние ( $r = 0,29$ ), число чешуй над боковой линией ( $r = 0,24$ ) и под боковой линией ( $r = 0,25$ ), чешуй по боку хвостового стебля ( $r = 0,24$ ), позвонков ( $r = 0,26$ ); со второй – длина верхних лучей ( $r = -0,32$ ), нижних лучей ( $r = -0,44$ ) хвостового плавника и диаметр глаза ( $r = -0,33$ ). Хорошо видно, что щуки Волчихинского водохранилища и оз. Эскалбы отличаются большими размерами плавников (см. рис. 5, А). В свою очередь, щуки Волчихинского водохранилища и р. Уфы отличаются от щук оз. Эскалбы и Ириклинского водохранилища большим диаметром глаза (см. рис. 5, Б). Основной вклад в дифференциацию популяций на этом этапе анализа вносят размеры непарных плавников.

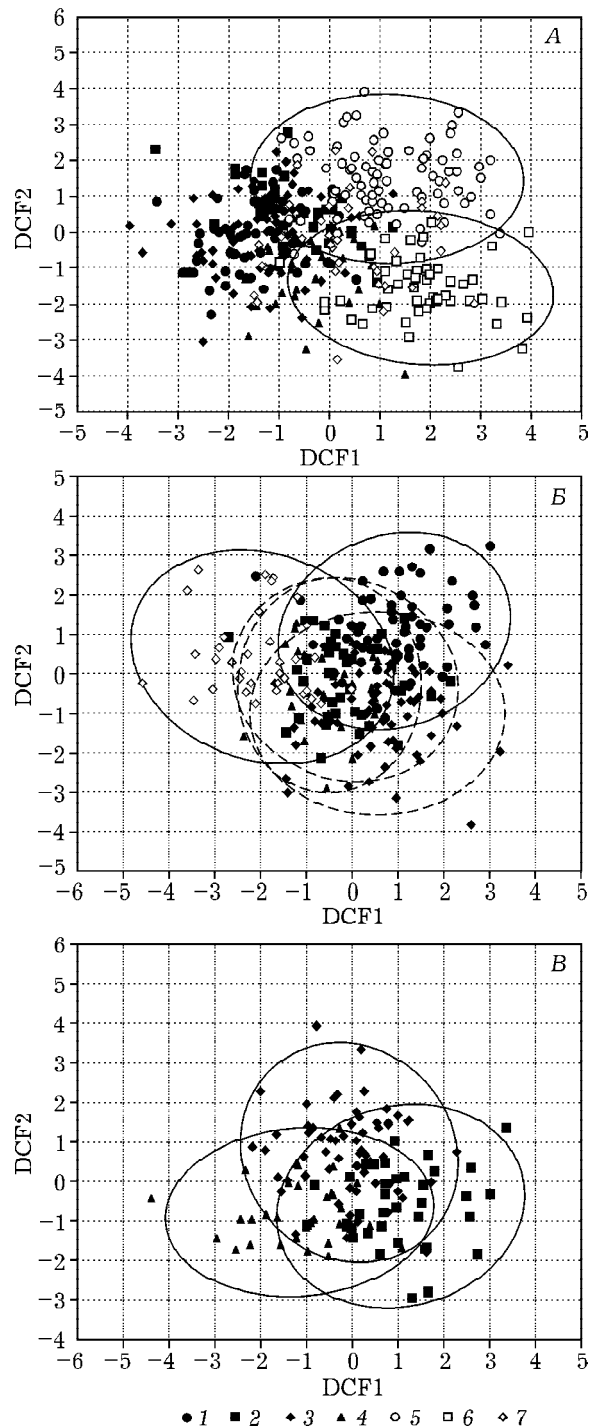


Рис. 6. Результаты дискриминантного анализа популяций щуки по счетным признакам: А – все выборки; Б – исключены выборки оз. Эскалбы и р. Тавды; В – исключены выборки Рефтинского и Ириклинского водохранилищ.

Обозначения – как на рис. 1

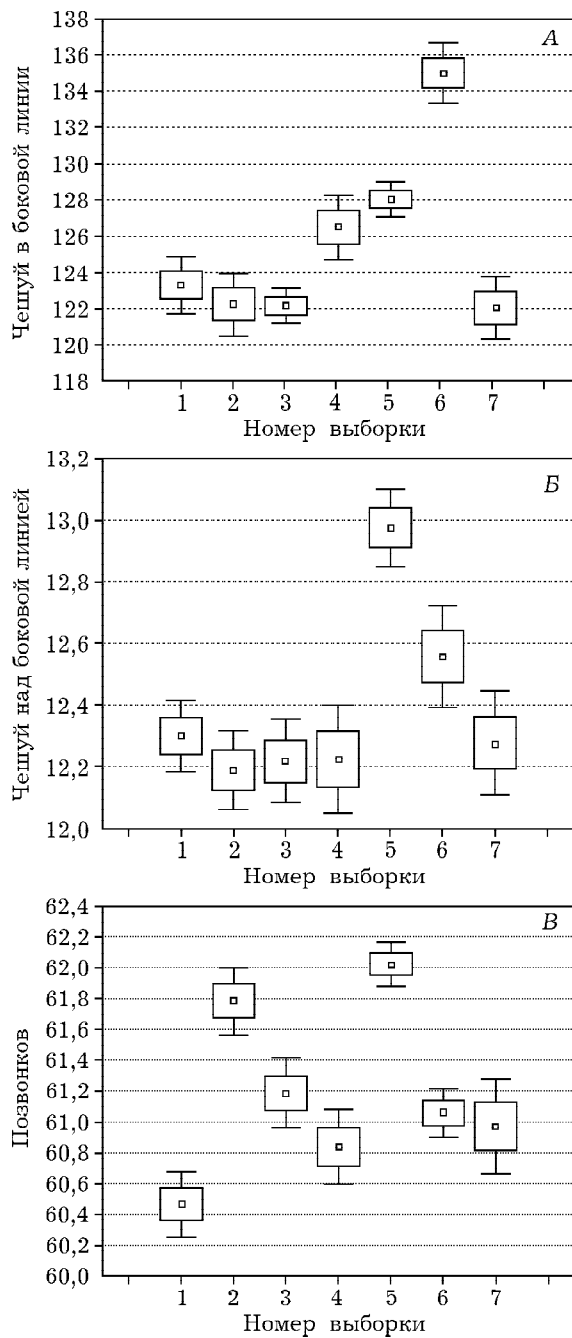


Рис. 7. Средние значения числа чешуй в боковой линии (А), над боковой линией (Б) и позвонков (В) в выборках щуки.

Обозначения – как на рис. 2

Таким образом, по совокупности всех признаков все популяции отчетливо различаются между собой. При этом наибольшие отличия от других выборок демонстрируют выборки щуки Рефтинского водохранилища и оз. Б. Сунукуль. Можно выделить две пары популя-

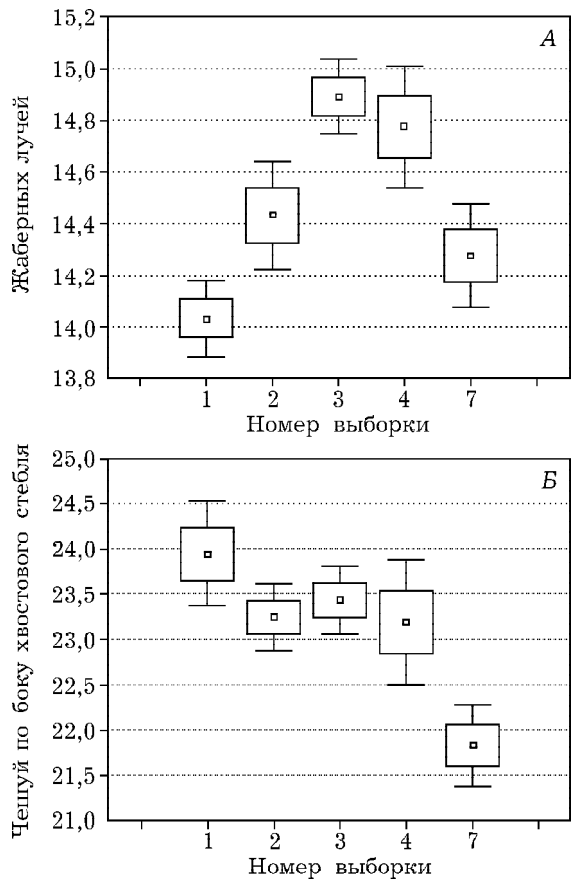


Рис. 8. Число жаберных лучей (А) и чешуй по боку хвостового стебля (Б) в пяти выборках щуки.

Обозначения – как на рис. 2

ций, морфологически наиболее близких между собой. С одной стороны, это щуки оз. Эскалбы и Волчихинского водохранилища, с другой – щуки р. Уфы и Ириклинского водохранилища. Вычисленные расстояния Махаланобиса между выборками по всем признакам приведены в таблице.

Аналогичный результат дает анализ изменчивости щуки отдельно по пластическим признакам. Также наиболее сильно отличаются щуки Рефтинского водохранилища и оз. Б. Сунукуль, а популяции щук оз. Эскалбы, Волчихинского водохранилища, р. Уфы и Ириклинского водохранилища наиболее близки друг другу. Сходным оказывается и набор наиболее значимых признаков, по которым различаются отдельные популяции.

На примере морфологического строения многих видов рыб показано, что их пластические признаки демонстрируют более вы-

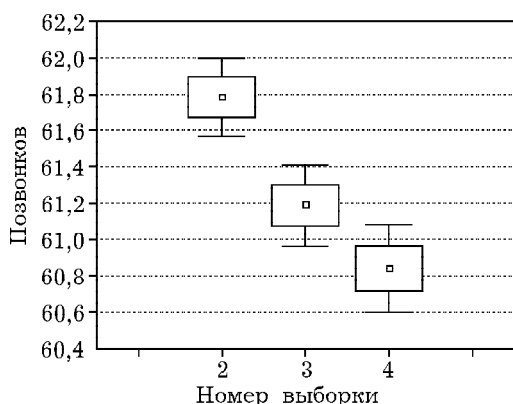


Рис. 9. Число позвонков в трех выборках щуки.

Обозначения – как на рис. 2

сокую изменчивость, обнаруживают известные закономерности при сопоставлении популяций из водоемов разных типов, в то время как счетные признаки, имеющие гораздо больший вес во внутривидовой систематике рыб, менее изменчивы [10, 11, 26]. В связи с этим при помощи дискриминантного анализа определена степень близости обследованных популяций щук по счетным признакам (см. рис. 6).

Наибольшие отличия по совокупности счетных признаков демонстрируют выборки из популяций щуки р. Тавды и оз. Эскалбы (см. рис. 6, А). При этом различия между ними и остальными выборками в наибольшей степени выражены вдоль первой канонической дискриминантной функции. Таким образом, первая каноническая функция характеризует различия между северными популяциями

из водоемов, относящихся к бассейну р. Иртыш, и популяциями из водоемов, расположенных южнее. Между собой популяции щуки р. Тавды и оз. Эскалбы различаются по второй канонической функции. Таким образом, вторую каноническую функцию можно интерпретировать как различия морфотипов речных и озерных популяций щук. Правильно удастся классифицировать 84–86 % особей этих двух выборок, различия статистически значимы ( $p < 0,001$ ). В наибольшей степени с первой дискриминантной функцией коррелируют признаки: количество чешуи в боковой линии ( $r = 0,66$ ), над и под ней (соответственно  $r = 0,38$  и  $r = 0,58$ ). Со второй канонической функцией коррелируют признаки: число позвонков ( $r = 0,55$ ), чешуи по боку хвостового стебля ( $r = 0,33$ ) и над боковой линией ( $r = 0,31$ ). Щуки из водоемов северо-востока региона отличаются наибольшим числом поперечных и продольных рядов чешуи (см. рис. 7, А–В). Для озерных популяций характерно максимальное число позвонков.

На следующем этапе анализа выявляются отличия популяций щук Ириклинского и Рефтинского водохранилищ, т. е. наиболее южно расположенного водоема, относящегося к бассейну р. Урал, и водоема, резко отличающегося от остальных особенностями термического режима (см. рис. 6, Б). Эти отличия не так отчетливо выражены, как в первом случае, наблюдается значительное перекрытие выборок, однако они статистически значимы ( $p < 0,001$ ). Надежно удастся определить 69–76 % особей. Выборки

Фенотипические дистанции ( $D^2$ ) между выборками щуки из разнотипных водоемов Среднего и Южного Урала

Выборки	1	2	3	4	5	6	7
1 – в-ще Рефтинское	–	63,731	37,572	59,713	49,746	73,594	65,168
2 – оз. Б. Сунукуль	4,658	–	47,257	37,360	60,763	66,837	52,170
3 – в-ще Волчихинское	4,468	2,435	–	25,865	18,745	41,903	29,233
4 – р. Уфа	4,759	4,160	3,785	–	35,814	32,552	23,452
5 – оз. Эскалбы	10,243	4,979	9,440	8,907	–	38,695	25,289
6 – р. Тавда	13,317	11,299	13,403	5,593	9,621	–	35,310
7 – в-ще Ириклинское	8,489	4,845	8,134	3,970	7,673	8,082	–

Пр и м е ч а н и е. Верхняя (правая) треугольная матрица содержит значения квадратов расстояния Малахановиса между выборками по всем признакам, нижняя (левая) – по счетным признакам.



Ириклинского и Рефтинского водохранилищ отличаются от остальных выборок по второй дискриминантной функции, а между собой – по первой дискриминантной функции. С первой дискриминантной функцией коррелируют признаки: число прободенных чешуй в боковой линии ( $r = -0,42$ ), чешуй по боку хвостового стебля ( $r = 0,42$ ), лучей ветвистых в спинном плавнике ( $r = -0,42$ ), позвонков ( $r = -0,34$ ); со второй – жаберных лучей ( $r = 0,68$ ), лучей ветвистых в грудном плавнике ( $r = 0,45$ ), позвонков ( $r = 0,37$ ). Щуки Ириклинского и Рефтинского водохранилищ отличаются от остальных выборок меньшим количеством жаберных лучей (см. рис. 8, А). Между собой щуки Рефтинского и Ириклинского водохранилищ различаются числом чешуй по боку хвостового стебля (см. рис. 8, Б).

Наконец, дискриминантный анализ оставшихся трех популяций по совокупности счетных признаков также показывает наличие определенных различий между ними (см. рис. 6, В). Различия статистически значимы ( $p < 0,001$ ), надежно удается классифицировать 64–78 % особей этих популяций. С первой дискриминантной функцией коррелируют признаки: число чешуй в боковой линии ( $r = 0,37$ ), жаберных лучей ( $r = 0,35$ ), позвонков ( $r = -0,61$ ); со второй – число чешуй в боковой линии ( $r = -0,51$ ), лучей ветвистых в грудном плавнике ( $r = 0,53$ ), жаберных лучей ( $r = 0,32$ ). Выборки хорошо различаются по числу позвонков (см. рис. 9).

Таким образом, по совокупности счетных признаков удается надежно различать все популяции щуки. При этом наибольшие отличия демонстрируют северные популяции, а наименьшие – группа близко расположенных популяций из водоемов горной полосы Урала.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Щука – широко распространенный вид, и в ихтиологической литературе особенности ее морфологического строения в водоемах разного типа, принадлежащих к разным бассейнам, подробно описаны [1, 13–18, 27–44 и др.]. Большая изменчивость морфологических характеристик данного вида послужила

причиной того, что были выделены локальные формы [32] и даже подвиды [1, 29, 30], более поздними исследованиями, однако, признанные необоснованными [18, 44].

Вместе с тем большая часть авторов отмечает, что высокая степень морфологической неоднородности щуки в пределах ареала связана с разнообразием условий ее обитания. При этом если сходные условия определяют низкий уровень фенотипических различий даже в пределах больших водоемов [18, 41], то при наличии биотопического разнообразия и в границах одной популяции выделяют локальные стада и экологические формы, достоверно различающиеся по ряду морфологических признаков [15, 44]. Таким образом, большинство исследователей определяющими в формировании морфотипа щуки признают условия среды обитания.

Проведенный нами анализ морфологической изменчивости популяций щуки в разнотипных водоемах Среднего и Южного Урала показал, что как по всему комплексу признаков, так и по совокупности пластических и счетных признаков обследованные популяции отчетливо различаются. При этом географически удаленные популяции оказываются морфологически более сходными между собой, чем популяции, обитающие в близко расположенных, но экологически разнотипных водоемах.

По всей совокупности признаков наибольшие отличия от остальных популяций демонстрировали: щука, обитающая в водоемоохладителе со специфическим температурным режимом (Рефтинское водохранилище), и типичная озерная форма (оз. Б. Сунукуль). Наиболее близкими по морфотипу оказались, с одной стороны, выборки из водоемов с незначительной проточностью, небольшой средней глубиной и достаточным распространением типичных для щуки биотопов (оз. Эскалбы, Волчихинское водохранилище), с другой – из водоемов, характеризующихся наиболее высокой проточностью (р. Уфа и верховья Ириклинского водохранилища). При этом щука р. Тавды, обитающая в своеобразных условиях сочетания речных и пойменных биотопов, оказывается также морфологически обособленной.

Следует отметить, что общий уровень межпопуляционных различий определялся, главным образом, изменчивостью пластических признаков. Вклад счетных признаков был существенно меньше. Однако при дифференциации популяций щуки только по счетным признакам прослеживается связь наблюдаемой изменчивости с географическим положением водоемов. Хорошо выделяются самые северные популяции из водоемов Обь-Иртышского бассейна (р. Тавда, оз. Эскалбы) и выборка из самого южного водоема, относящегося к бассейну р. Урал (Ириклинское водохранилище). Выявляется также экофенотипический эффект – повышенное число позвонков в озерных популяциях щуки, что хорошо согласуется с литературными данными по изменчивости этого признака у других видов рыб [11].

Таким образом, результаты проведенного исследования свидетельствуют, что изменчивость пластических признаков щуки в разнотипных водоемах Среднего и Южного Урала в большей степени обусловлена условиями среды обитания рыб, а в изменчивости счетных признаков, в целом более стабильных, прослеживаются географические закономерности.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. М. И. Меньшиков, *Изв. Естеств.-науч. ин-та при Молотовск. гос. ун-те*, 1947, **ХII**: 5, 169–175.
2. А. П. Петлина, *Тр. НИИ биологии и биофизики при Томском гос. ун-те*, 1970, 1, 90–109.
3. Г. Д. Поляков, Н. К. Каневская, *Изменчивость рыб пресноводных экосистем*, М., Наука, 1979, 195–214.
4. Е. А. Дорофеева, Т. Вукович, Д. Косорич, *Тр. Зоол. ин-та АН СССР*, Л., 1986, 154, 66–74.
5. Н. М. Зеленецкий, *Тр. Ин-та биол. внутр. вод*, 1990, 58 (61), 135–142.
6. О. А. Попова, В. Л. Андреев, Н. П. Макарова, Ю. С. Решетников, *Биология речного окуня*, М., Наука, 1993, 4–55.
7. А. В. Кожара, Ю. Г. Изюмов, А. Н. Касьянов, *Вопр. ихтиологии*, 1996, **36**: 2, 179–194.
8. В. В. Покровский, *Тр. Карело-Финск. отд. ВНИОРХ*, 1951, 3, 95–139.
9. В. В. Кафанова, *Тр. Томского гос. ун-та*, 1956, 142, 137–150.
10. Ю. С. Решетников, *Экология и систематика сиговых рыб*, М., Наука, 1980.
11. А. В. Кожара, Ю. Г. Изюмов, А. Н. Касьянов, Н. М. Зеленецкий, *Вопр. ихтиологии*, 1999, **39**: 2, 173–181.
12. И. Ф. Правдин, *Руководство по изучению рыб*, М., Пищевая пром-сть, 1966.
13. Г. В. Никольский, *Рыбы Таджикистана*, Тр. Тадж. базы АН СССР, М., Л., АН СССР, 1938, VII.
14. А.И. Ефимова, *Изв. ВНИОРХ*, 1949, 28, 114–174.
15. Г. М. Мохов, *Сб. науч. тр. ГосНИОРХ*, Л., 1979, 141, 119–125.
16. Г. И. Суханова, *Щука в экосистеме некоторых водоемов бассейна реки Лены: Автореф. дис. ... канд. биол. наук*, 1982.
17. С. П. Силивров, *Экологическая обусловленность фенотипа рыб и структура их популяций*, Свердловск, УрО АН СССР, 1989, 57–69.
18. М. А. Груздева, *Фенетическое разнообразие щук (сем. Esocidae) Евразии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук*, 1996.
19. У. Р. Клекка, *Факторный, дискриминантный и кластерный анализ*, М., Финансы и статистика, 1989, 78–138.
20. М. Кендалл, А. Стьюарт, *Многомерный статистический анализ и временные ряды*, М., Наука, 1976.
21. *Очерки по гидрографии рек СССР*, М., Наука, 1953.
22. З. М. Балабанова, *Изв. ВНИОРХ*, М., Пищепромиздат, 1957, 39, 208–226.
23. З. М. Балабанова, *Тр. Уральского отд. ГосНИОРХ*, Свердловск, Средне-Уральское кн. изд-во, 1964, 6, 181–200.
24. Л. Е. Черняева, А. М. Черняев, М. Н. Еремеева, *Гидрохимия озер*, Л., Гидрометеоиздат, 1977.
25. З. М. Балабанова, *Тр. Уральского отд. ГосНИОРХ*, Свердловск, Средне-Уральское кн. изд-во, 1971, 8, 27–46.
26. О. А. Попова, В. Л. Андреев, Н. П. Макарова, *Биология речного окуня*, М., Наука, 1993, 4–55.
27. В. К. Солдатов, *Рыбы р. Печоры*, Тр. Северной научно-промысловой экспедиции, М.-Л., 1924, 17.
28. Г. В. Никольский, *Рыбы Аральского моря*, Материалы к познанию флоры и фауны СССР. Нов. сер., отд. зоол., М., МОИП, 1940, 1 (XVI).
29. Г. А. Хнаева, *Учен. зап. Горьковского гос. ун-та, Горький*, 1951, 21, 117–128.
30. Ф. А. Турдаков, К. В. Пискарев, *Тр. Ин-та зоол. и паразитол. Киргизского филиала АН СССР*, Фрунзе, АН Кирг. ССР, 1954, 1, 131–136.
31. А. В. Подлесный, *Изв. ВНИОРХ*, М., Пищепромиздат, 1958, 44, 97–178.
32. Ф. Н. Кириллов, *Тр. Ин-та биол. Якутск. фил. СО АН СССР*, М., АН СССР, 1962, 8, 5–71.
33. П. И. Жуков, *Рыбы Белоруссии*, Минск, Наука и техника, 1965.
34. В. А. Шутов, *Изв. ГосНИОРХ*, 1965, 59, 130–137.
35. А. С. Новиков, *Рыбы реки Колымы*, М., Наука, 1966.
36. Г. Ф. Костарев, *Рыбы бассейна р. Чусовой: Автореф. дис. ... канд. биол. наук*, 1971.
37. Л. И. Соколов, *Бюл. МОИП. Отд. биол.*, 1971, **76**: 1, 100–104.
38. А. С. Новиков, А. Ф. Кириллов, О. Д. Замачикова, *Рыбохозяйственное освоение озер бассейна Средней Колымы*, Якутск, Якутское кн. изд-во, 1972, 5–38.
39. Ф. Н. Кириллов, А. Ф. Кириллов, Т. М. Лабутина, *Биология Вилюйского водохранилища*, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1979.
40. В. Н. Сорокин, А. А. Сорокина, *Вопр. ихтиологии*, 1979, **19**: 2, 355–359.

41. Е. А. Сазонова, Сб. науч. тр. ГосНИОРХ, Л., 1980, 159, 57–65.
42. В. П. Иванников, Щука (*Esox lucius* L.) в биоценозе оз. Ильмень и ее рациональное использование: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, 1992.
43. А. К. Матковский, Экологические основы формирования запасов щуки реки Оби и методика прогнозирования ее уловов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, 1997.

## **Interpopulation Changeability of Pike *Esox lucius* (L.) in Water Bodies of the Middle and South Ural**

S. P. SILIVROV, A. V. GILEV

The data on the interpopulation changeability and differentiation of pike populations in different types of water bodies on Middle and South Ural are presented. The investigated pike populations are significantly different from each other both in the entire complex of morphological traits, and separately in the complexes of plastic and account traits. The main component of distinctions between populations is a complex of plastic traits. In the population distinction over the entire set of features, the biotope conditions had a larger weight than the affiliation of a water body to a definite basin or its geographic position.